温周期对不同地理种群棉铃虫幼虫发育及蛹滞育的影响

陈元生[1,2]，陈　超[1]，涂小云[1,3]，匡先钜[1]，薛芳森[1,*]
（1. 江西农业大学昆虫研究所，南昌 330045；2. 江西环境工程职业学院，江西赣州 341000；
3. 江西师范大学生命科学学院，南昌 330022）

摘要：为了探明不同地理种群棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner）对温周期的反应，本研究系统调查了棉铃虫广东广州种群(23.08°N, 113.14°E)、江西永修种群(29.04°N, 115.82°E)、山东泰安种群(36.15°N, 116.59°E)和辽宁喀佐种群(41.34°N, 120.27°E)在滞育诱导的光周期(L12∶D12)条件下，温周期(光期高温 20～28℃，暗期低温 5 和 9℃)对幼虫发育和蛹滞育的影响。结果表明：当光期温度相同时，各地理种群 20T(温期 thermophase, 20℃)∶5C(低温期 cryophase, 5℃)(12 h 光期温度∶12 h 暗期温度)(余此类推)和 20T∶9C，22T∶5C 和 22T∶9C，25T∶5C和 25T∶9C，以及 28T∶5C 和 28T∶9C 之间幼虫的发育历期没有显著差异($P > 0.05$)；而在平均温度相同或相近的情况下，各地理种群 20T∶9C(平均温度 14.5℃)下的幼虫发育历期显著长于在 22T∶5C(平均温度 13.5℃)下的发育历期($P < 0.05$)；20T∶20C(恒温 20℃)的幼虫发育历期也显著长于 28T∶9C(平均温度 18.5℃)($P < 0.05$)，表明幼虫发育主要受光期温度的影响。在平均温度相同或相近的情况下，各地理种群温周期 20T∶9C 的滞育率高于 22T∶5C 的滞育率，25T∶20C 的滞育率也高于 28T∶9C；各地理种群温周期 20T∶20C 的滞育率显著高于 28T∶5C 的滞育率(平均温度 14.5℃)($P < 0.05$)。当光期温度相同时，20T∶5C 和 20T∶9C，22T∶5C 和 22T∶9C，25T∶5C 和 25T∶9C，以及 28T∶5C 和 28T∶9C 之间滞育率没有显著差异($P > 0.05$)，表明光期温度是影响棉铃虫滞育的主要因素。在相同的温周期下，幼虫发育历期及滞育率存在显著的地理变异，幼虫历期和滞育率与其栖息地纬度均呈正相关关系，揭示了棉铃虫对温度的敏感性随着纬度的南移而逐渐增强。

关键词：棉铃虫；地理种群；发育历期；滞育诱导；温周期；光周期
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)11-1288-09

Effects of thermoperiod on larval development and pupal diapause in different geographic populations of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae)

CHEN Yuan-Sheng[1,2], CHEN Chao[1], TU Xiao-Yun[1,3], KUANG Xian-Ju[1], XUE Fang-Sen[1,*] (1. Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Jiangxi Environmental Engineering Vocational College, Ganzhou, Jiangxi 341000, China; 3. College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China)

Abstract: To understand the thermoperiodic response of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), the effects of thermoperiod on larval development and pupal diapause in 4 different geographic populations (Guangzhou population, 23.08°N, 113.14°E; Yongxiu population, 29.04°N, 115.82°E; Tai'an population, 36.15°N, 116.59°E; and Kazuo population, 41.34°N, 120.27°E) were systematically investigated under the photoperiod of L12∶D12. The results showed that at the same photophase temperature there were no significant differences in the larval duration ($P > 0.05$) between 20T (thermophase, 20℃): 5C (cryophase, 5℃) (12 h photophase temperature: 12h scotophase temperature) (the rest in the same analogy) and 20T∶9C, 22T∶5C and 22T∶9C, 25T∶5C and 25T∶9C, and 28T∶5C and 28T∶9C, respectively, in 4 different populations. However, at the same or near average temperature, the larval duration at 20T∶9C (an average temperature of 14.5℃) was significantly higher than that at 22T∶5C (an average temperature of 13.5℃) ($P < 0.05$); the larval duration at 20T∶20C (a constant temperature of 20℃) was significantly higher than that at 28T∶9C (an average temperature of

基金项目：国家自然科学基金项目(31060243)
作者简介：陈元生，男，1967 年生，江西信丰人，博士研究生，副教授，从事昆虫生物学和滞育生理生态研究，E-mail: srzycys@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xue_fangsen@hotmail.com
收稿日期 Received: 2011-05-26；接受日期 Accepted: 2011-10-18

18.5℃) ($P < 0.05$), suggesting that the larval development is influenced strongly by the photophase temperature. At the same or near average temperature, the diapause rates in 4 different populations at 20T: 9C were higher than those at 22T: 5C, and the diapause rates at 25T: 20C (an average temperature of 22.5℃) were higher than those at 28T: 9C (an average temperature of 18.5℃); the diapause rates in 4 different populations at 20T: 20C were significantly higher than those at 28T: 5C (an average temperature of 16.5℃) ($P < 0.05$). However, there were significant differences ($P > 0.05$) at the same photophase temperature between 20T: 5C and 20T: 9C, 22T: 5C and 22T: 9C, 25T: 5C and 25T: 9C, and 28T: 5C and 28T: 9C, respectively, suggesting that the diapause induction is influenced strongly by the photophase temperature. At the same thermoperiod, the larval duration and diapause rate were significantly different among different geographic populations. The larval duration and diapause rate were positively correlated with latitude of habitat, suggesting that sensitivity to temperature is gradually enhanced with a decrease in latitude of habitat.

Key words: *Helicoverpa armigera*; geographic population; developmental duration; diapause induction; thermoperiod; photoperiod

昆虫属于典型的变温动物，其生理过程对环境温度高度敏感。温度对昆虫生长发育、行为、生理及生态的影响，已有大量研究报道，但这些研究一般都是在恒温下进行的。然而，自然条件下，昆虫并不是生活在恒温之中，而是暴露于每天的温度周期性变化(温周期 thermoperiod)之中，一般高温(温期 thermophase，以下简写为 T)出现在白天，而夜间温度一般更低些(低温期 cryophase，以下简写为 C)，这恰好分别与每天光周期的光期(photophase)和暗期(scotophase)相对应。因此，自然界中光周期与温周期的联合作用对昆虫的生长发育和繁殖有重要影响(Beck，1983)。

温周期对昆虫生长的影响，已有许多报道(Beck，1982，1983，1986；Liu *et al*.，1995；Fantinou *et al*.，2003，2006)，但不同的昆虫对温周期的反应不同。对于大多数昆虫，温周期对其生长有促进作用，与温周期平均温度相同的恒温相比，其发育历期要更短，如赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*，斑皮蠹 *Trogoderma iuclusum* (Hagstrum and Leach，1973)，苜蓿斑蚜 *Therioaphis maculata* (Messenger，1964)，豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* (Siddiqui *et al*.，1973)，黑卵蜂 *Telenomus podisi* (Yeargan，1980)和苹果丛生芽卷蛾 *Platynota idaeusalis* (Rock，1985)。而另一些昆虫的发育历期主要与平均温度有关，温周期下的发育速率与恒温下没有明显差异，如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Beck，1982)，短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* (Butler and Lopez，1980)和米象 *Sitophilus oryzae* (Hagstrum and Leach，1973)。还有少数昆虫，在温周期中的发育速度要比在恒温下的发育更慢，如北美瓶草蚊 *Wyeomyia smithii* (Bradshaw，1980)。这些结果表明，不同种类的昆虫，温周期对其生长影响不同。

在自然条件(暗期低温，光期高温)下，温周期增强了很多昆虫的光周期滞育诱导效应。例如，苹果丛生芽卷蛾 *P. idaeusalis* 在持续暗期中温周期没有滞育诱导效应，但与光周期相互作用能诱导昆虫滞育(Rock，1983)；在欧洲玉米螟 *O. nubilalis* 中，温周期与光周期相互作用才能诱导滞育的发生(Beck，1985)。然而，温周期性下的昆虫滞育诱导十分复杂，因为温周期不仅影响昆虫的发育速率，而且很难将温周期对滞育的影响与光周期的作用截然分开(Beck，1983)，况且温周期本身对滞育诱导的作用也存在诸多影响因子，如温周期的低温和高温持续时间、温周期反应阈值、温周期幅度和温周期平均温度等，所以，不同的昆虫、不同的实验条件，得到的结果可能会截然不同。

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner)是以蛹越冬的兼性滞育的昆虫。国内外对棉铃虫滞育诱导因素的研究均表明，短光周期和低温是影响棉铃虫诱导滞育的主要因素(李超和谢宝瑜，1981；李锦华和李兹新，1986；薛芳森等，2000)。低温和短日照的联合作用比单一短日照对棉铃虫种群的滞育诱导能产生更强的刺激(李超和谢宝瑜，1981)；并且棉铃虫光周期反应是受温度制约的(薛芳森等，2000)。李锦华和李兹新(1986)报道，四川棉铃虫在光周期和平均温度一致的情况下，恒温和逐渐下降的变温对产生滞育的作用存在着质的差别，控制四川棉铃虫滞育的主要因子是逐渐下降的温度变化。这些结果说明，在光周期下，变化的温度对棉铃虫的滞育具有显著的影响。有关温周期对棉铃虫

不同地理种群滞育及幼虫发育的影响，尚未见国内外报道。为此，我们系统调查了温光周期对不同地理种群棉铃虫幼虫发育和滞育诱导的影响，加深人们对不同纬度棉铃虫生活史对策的认识和理解，为该虫的综合治理提供有价值的基础资料。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

供试棉铃虫分别采自广东广州、江西永修、山东泰安和辽宁喀佐(表 1)，采集的均为高龄幼虫，采集幼虫数不少于 100 头。幼虫在室内用人工饲料，参照 Wu 和 Gong(1997)的方法，在 25℃，L16∶D8 的光周期条件下饲养，3 龄前在 24 孔板内群养，3 龄后在 21 孔冰格板内单养，成虫用复合维生素糖水(梁革梅等，1999)饲喂，连续繁殖 3 代后的幼虫用于实验。

1.2 实验方法

光照设置：为了验证变温对棉铃虫滞育诱导及幼虫发育的影响，将光周期固定在 L12∶D12(滞育诱导的光周期)，在此光周期下，滞育能被诱导，滞育的比率则取决于温度(李超和谢宝瑜，1981)。

表 1 棉铃虫采集信息

Table 1 Collecting data of *Helicoverpa armigera*

种群代码 Population code	采集地点 Collecting locality	纬度(°N) Latitude	经度(°E) Longitude	采集时间 Collecting date	寄主作物 Host crop
GZ	广东广州 Guangzhou, Guangdong	23.08	113.14	2010-6	玉米 Corn
YX	江西永修 Yongxiu, Jiangxi	29.04	115.82	2010-7	玉米 Corn
TA	山东泰安 Tai'an, Shandong	36.15	116.59	2010-7	玉米 Corn
KZ	辽宁喀佐 Kazuo, Liaoning	41.34	120.27	2010-8	棉花 Cotton

温度设置：分为两组，一组为 20，22，25 和 28℃恒温；另一组是温周期，12 h 光期温度(温期 thermophase)∶12 h 暗期温度(低温期 cryophase) = 20T∶5C(即温度组合为温期 20℃∶低温期 5℃，简称为 20T∶5C；余此类推)，20T∶9C，22T∶5C，22T∶9C，25T∶5C，25T∶9C，25T∶20C，28T∶5C，28T∶9C，25T∶20C，前者温度代表光期温度，后者温度代表暗期温度，即实验材料 12 h 光期在高温培养箱中饲养，12 h 暗期在低温培养箱中饲养。设 3 次重复。温周期的温期和低温期温度转换由人工完成，每处理转换时间不超过 1 min。

将初孵幼虫移入相应光周期和温度的培养箱中，每天相同时间(早晚各 1 次)观察记录各组幼虫的生长发育及化蛹情况。以上实验均在新苗光照培养箱 GZX-250BS-Ⅲ中进行，光照强度为 500 ~ 700 lx，箱内的温度变化幅度为 ±0.5℃。

1.3 滞育蛹的判断

棉铃虫滞育蛹的判断依据蛹的眼点移动情况判断，化蛹后 10 – 15 d 眼点位置仍无变化的蛹判定为滞育个体(Cullen and Browning，1978)。

1.4 数据统计与分析

逐日观察记录各组幼虫的发育历期和化蛹时间；化蛹 10 – 15 d 后判断滞育形成与否，统计滞育率。应用 SPSS 13.0 统计软件进行方差分析(one-way ANOVA)和线性回归分析(linear regression)。

2 结果与分析

2.1 温周期对棉铃虫幼虫发育历期的影响

表 2 显示了在光周期 L12∶D12 条件下温周期对不同地理种群棉铃虫幼虫生长发育的影响。从表 2 可见，幼虫生长发育主要受温周期中的温期(光期)温度的影响，而低温期(暗期)的温度对幼虫生长发育的影响较小。例如，不同地理种群在温周期 20T∶9C(平均温度 14.5℃)下的幼虫发育历期显著长于在 22T∶5C(平均温度 13.5℃)下的发育历期($P<0.05$)；20T∶20C(恒温 20℃)的幼虫发育历期也显著长于 28T∶9C(平均温度 18.5℃)($P<0.05$)，GZ 种群分别为 28.58 d 和 22.97 d，YX 种群分别为 31.85 d 和 28.29 d，KZ 种群分别为 27.68 d 和 25.40 d，均差异显著，但 TA 种群分别为 30.53 d 和 29.68 d，差异不显著；相似的情况还出现在 25T∶9C 和 28T∶ 5C 中。将表 2 温周期中的光期温度绘成图 1，图 1 清楚地显示了同一地理种群棉铃虫幼虫发育历期与光期温度呈显著的负相关关系(相关系数 R^2 分别为：GZ：0.7893，YX：0.7674，TA：

0.5837，KZ：0.9128，且 P 值都小于 0.01），光期温度越高发育历期越短。此外，当光期温度相同时，除少数处理外，各地理种群 20T∶5C 和 20T∶9C，22T∶5C 和 22T∶9C，25T∶5C 和 25T∶9C，以及 28T∶5C和 28T∶9C 之间幼虫的发育历期没有显著差异（$P > 0.05$），进一步表明幼虫的生长发育主要受光期温度的影响。

从表 2 还可看出，在相同的温周期下，不同地理种群幼虫发育历期存在显著差异（$P < 0.05$）。大多数处理均显示了高纬度幼虫发育历期显著长于低纬度，幼虫发育历期与其栖息地纬度存在一定的正相关关系（图 2）。但需指出，在恒温 20，22 和 25℃下，高纬度 KZ 种群的幼虫发育历期显著低于中纬度的 TA 和 YX 种群；而 28℃下则相反。

2.2 温周期对棉铃虫滞育诱导的影响

在光周期 L12∶D12 条件下，温周期对不同地理种群棉铃虫滞育诱导结果见表 3。从表 3 可见，光期温度是影响棉铃虫滞育的主要因素，而暗期温度对滞育的诱导作用相对较小。例如，各地理种群在温周期 20T∶9C（平均温度 14.5℃）下的滞育率均高于在 22T∶5C（平均温度 13.5℃）下的滞育率，其中 GZ 种群在这两种温周期下存在显著差异（$P < 0.05$）；YX，TA 和 KZ 种群在温周期 25T∶20C（平均温度 22.5℃）的滞育率也高于在温周期 28T∶9C（平均温度 18.5℃）的滞育率；在温周期 28T∶5C（平均温度 16.5℃）下，各种群的滞育率均显著低于恒温 20℃（$P < 0.05$）；温周期 28T∶20C（平均温度 24℃）下 TA 和 KZ 种群的滞育率均比恒温 25℃的低。此外，当光期温度相同时，除少数处理外，各地理种群 20T∶5C 和 20T∶9C，22T∶5C 和 22T∶9C，25T∶5C 和 25T∶9C，以及 28T∶5C 和 28T∶9C 之间滞育率没有显著差异（$P > 0.05$），进一步表明暗期的温度对滞育诱导的作用较小。

表 2 不同地理种群棉铃虫在不同温周期下的幼虫发育历期（光周期 L12∶D12）

Table 2 Larval duration in different geographic populations of *Helicoverpa armigera* at different thermoperiods under photoperiod L12∶D12

温周期（℃） Thermoperiod	平均温度（℃） Mean temperature	幼虫发育历期 Larval duration (d)			
		广州种群 Guangzhou population	永修种群 Yongxiu population	泰安种群 Tai'an population	喀佐种群 Kazuo population
20T∶5C	12.5	43.13 ± 1.96 aC (63)	48.50 ± 1.80 aA (58)	49.58 ± 4.35 aA (79)	45.18 ± 2.51 aB (78)
20T∶9C	14.5	43.38 ± 2.14 aC (56)	48.52 ± 2.26 aA (61)	43.67 ± 4.82 bC (63)	45.94 ± 2.91 aB (68)
22T∶5C	13.5	31.06 ± 1.13 bB (95)	38.00 ± 2.26 bA (74)	37.76 ± 3.98 cA (62)	38.42 ± 1.50 bA (66)
22T∶9C	15.5	30.93 ± 1.03 bB (102)	37.51 ± 2.26 bA (57)	37.61 ± 5.79 cA (84)	37.82 ± 1.65 bA (66)
25T∶5C	15.0	30.33 ± 1.59 cC (120)	31.82 ± 2.35 cB (60)	31.57 ± 2.57 dB (77)	33.85 ± 0.98 cA (80)
25T∶9C	17.0	28.85 ± 0.88 dC (96)	31.81 ± 2.52 cB (87)	31.55 ± 4.22 dB (72)	33.85 ± 1.02 cA (68)
28T∶5C	16.5	23.78 ± 1.30 fD (105)	28.09 ± 1.98 dB (68)	29.66 ± 2.72 eA (58)	25.34 ± 2.03 eC (84)
28T∶9C	18.5	22.97 ± 1.76 gD (104)	28.29 ± 2.07 dB (83)	29.68 ± 2.41 eA (76)	25.40 ± 2.09 eC (70)
25T∶20C	22.5	24.98 ± 1.69 eB (82)	23.06 ± 2.62 eC (76)	25.36 ± 3.45 fB (66)	27.62 ± 1.20 dA (84)
28T∶20C	24.0	19.75 ± 2.22 hC (84)	21.83 ± 2.52 eB (63)	20.86 ± 2.60 gB (58)	23.52 ± 1.36 fA (62)
20T∶20C	20.0	28.58 ± 1.36 dC (89)	31.85 ± 1.41 cA (69)	30.53 ± 2.63 deB (79)	27.68 ± 1.66 dD (130)
22T∶22C	22.0	22.67 ± 2.06 gC (60)	28.60 ± 2.30 dA (60)	24.79 ± 2.40 fB (78)	22.98 ± 2.34 fC (87)
25T∶25C	25.0	19.43 ± 1.32 hB (75)	20.09 ± 2.76 eBC (70)	20.90 ± 2.75 gC (78)	18.23 ± 0.67 gA (103)
28T∶28C	28.0	14.33 ± 0.95 iD (119)	17.69 ± 2.13 fA (71)	16.08 ± 1.51 hC (72)	16.83 ± 1.51 gB (77)

T：温期 Thermophase；C：低温期 Cryophase. 表中数据为平均值 ± 标准差；同一列数据后不同小写字母表示该种群在不同温周期下幼虫发育历期差异显著，同一行数据后不同大写字母表示同一温周期下不同种群间幼虫发育历期差异显著（one-way ANOVA，$P < 0.05$），括号内的数字为样本数。Data in the table are mean ± *SD*. Values in the same column followed by different lowercase letters are significantly different in larval duration of the same population at different thermoperiods, and values in the same row followed by different capital letters are significantly different in larval duration of different populations at the same thermoperiod, all by one-way analysis of variance (one-way ANOVA, $P < 0.05$). Figures in brackets denote the number of samples.

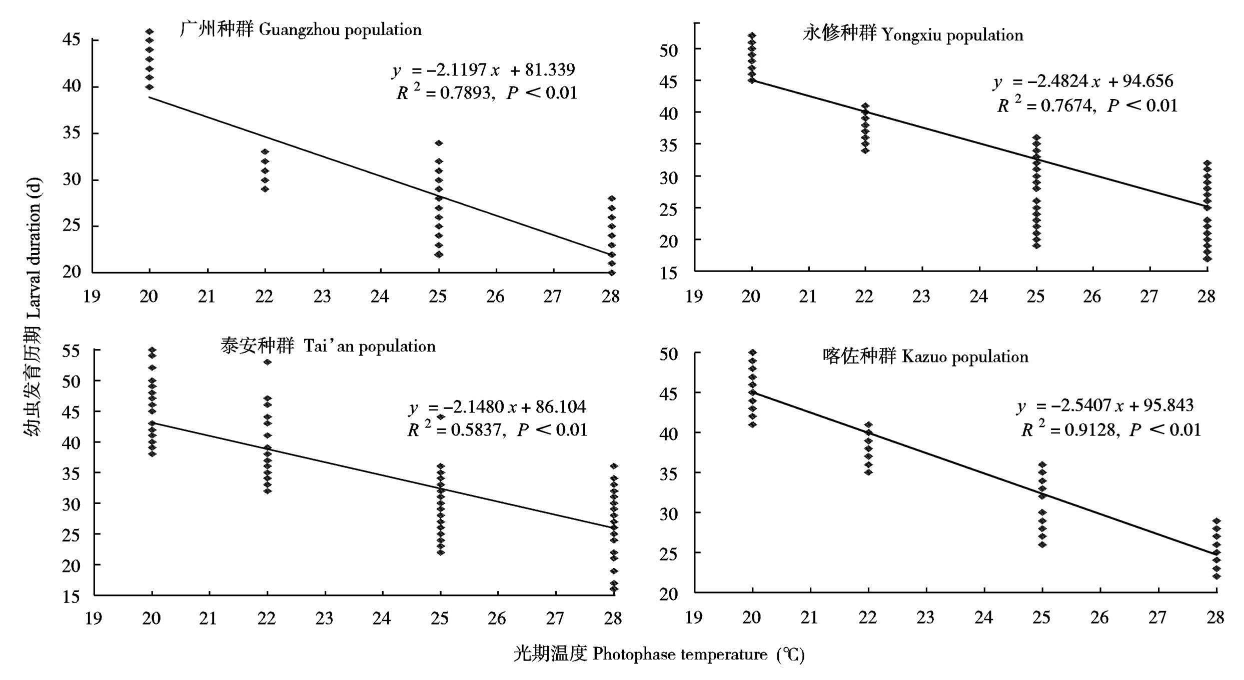


图 1 光期温度对棉铃虫幼虫发育历期的影响

Fig. 1 Effects of photophase temperature on larval duration of *Helicoverpa armigera*

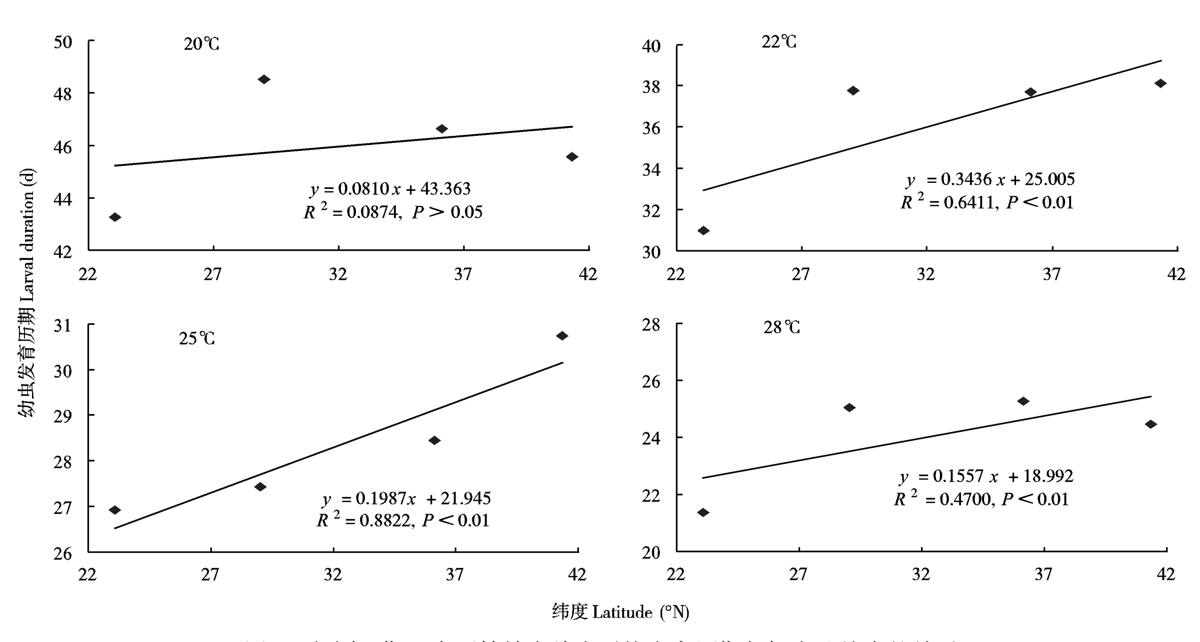


图 2 相同温期温度下棉铃虫幼虫平均发育历期与栖息地纬度的关系

Fig. 2 Relationship between latitude of habitat and larval duration of *Helicoverpa armigera* at the same thermophase temperature

从表 3 还可看出，在相同的温周期下，不同地理种群滞育率存在显著差异($P < 0.05$)。绝大多数处理均显示了高纬度的滞育率高于低纬度。将表 3 的滞育率(除去恒温)按光期温度 20、22、25 和 28℃的平均滞育率绘成图 3。从图 3 可看出，在各种温度下滞育的发生均随着栖息地纬度的升高而明显增加。在光期温度相同的情况下，平均滞育率与其栖息地纬度相关性的回归分析结果见表 4。从表 4 可见，平均滞育率与其栖息地纬度间存在极显著的线性回归关系($P < 0.01$)，滞育率与栖息地纬度呈显著正相关。此外，低纬度的 GZ 和 YX 种群的滞育率随着光期温度的上升明显下降，高纬度的 TA 和 KZ 种群的滞育率则呈现缓慢下降(表 3)。如，在温周期 28T∶5C 下，GZ 种群全部个体发育，YX 种群的滞育率仅为 17.65%，而高纬度的 TA 和 KZ 种群的滞育率分别高达 62.07% 和 72.73%；在

恒温 25℃时，低纬度的 GZ 和 YX 种群全部个体发育，而高纬度的 TA 和 KZ 种群的滞育率仍然达到 60.00% 和 89.32%。这些结果表明南方种群对温度的敏感性强于北方种群，而北方种群对光周期的敏感性强于南方种群。

表 3　温周期对几个不同地理种群棉铃虫蛹滞育的影响(光周期 L12:D12)

Table 3　Effect of thermoperiods on diapause induction in different geographic populations of *Helicoverpa armigera* under photoperiod L12:D12

温周期(℃) Thermoperiod	平均温度(℃) Mean temperature	滞育率 Diapause rate (%)			
		广州种群 Guangzhou population	永修种群 Yongxiu population	泰安种群 Tai'an population	喀佐种群 Kazuo population
20T:5C	12.5	55.56 ± 5.21 aC (64)	89.66 ± 5.33 aB (58)	93.67 ± 5.44 a B (79)	100.00 ± 0.00 aA (68)
20T:9C	14.5	31.58 ± 1.99 bC (56)	91.80 ± 2.26 aB (61)	93.65 ± 2.94 aB (63)	98.33 ± 2.33 aA (60)
22T:5C	13.5	14.74 ± 2.48 cC (95)	86.49 ± 2.72 aB (74)	93.33 ± 2.36 aA (c,60)	96.97 ± 2.78 aA (66)
22T:9C	15.5	6.86 ± 1.23 cdD (102)	57.89 ± 3.04 bC (57)	86.27 ± 4.43 aB (81)	97.73 ± 3.08 aA (66)
25T:5C	15.0	17.50 ± 2.17 cC (120)	38.33 ± 2.65 cB (60)	91.49 ± 3.15 aA (77)	87.50 ± 2.38 bA (80)
25T:9C	17.0	4.17 ± 1.04 dC (96)	44.68 ± 4.95 bcB (87)	86.11 ± 4.25 aA (72)	82.35 ± 3.10 bcA (68)
25T:20C	22.5	0.00 ± 0.00 dD (82)	10.53 ± 1.66 eC (76)	61.11 ± 4.41 bB (64)	76.19 ± 4.62 bcA (84)
28T:5C	16.5	0.00 ± 0.00 dD (105)	17.65 ± 3.95 deC (61)	62.07 ± 6.36 bB (58)	72.73 ± 3.49 cA (81)
28T:9C	18.5	0.00 ± 0.00 dD (104)	7.50 ± 2.50 eC (80)	55.26 ± 5.02 bB (76)	71.43 ± 3.52 cA (70)
28T:20C	24.0	0.00 ± 0.00 dC (84)	0.00 ± 0.00 fC (63)	51.72 ± 3.66 bB (58)	70.98 ± 6.00 cA (62)
20T:20C	20.0	26.53 ± 3.01 bcD (49)	43.48 ± 3.30 bcC (69)	85.00 ± 4.39 aB (78)	98.46 ± 1.50 aA (130)
22T:22C	22.0	0.00 ± 0.00 dD (89)	30.00 ± 4.34 cC (60)	65.71 ± 5.15 abB (70)	93.02 ± 4.08 abA (86)
25T:25C	25.0	0.00 ± 0.00 dC (110)	0.00 ± 0.00 fC (70)	60.00 ± 6.03 bB (78)	89.32 ± 5.01 abA (103)
28T:28C	28.0	0.00 ± 0.00 dC (112)	0.00 ± 0.00 fC (71)	19.44 ± 4.82 cA (72)	12.50 ± 3.94 dB (68)

T：温期 Thermophase；C：低温期 Cryophase. 表中数据为平均值 ± 标准差；同一列数据后不同小写字母表示该种群在不同温周期下滞育率差异显著，同一行数据后不同大写字母表示同一温周期下不同种群间滞育率差异显著（one-way ANOVA，$P<0.05$），括号内的数字为样本数。Data in the table are mean ± *SD*. Values in the same column followed by different lowercase letters are significantly different in diapause rates of the same population at different thermoperiods, and values in the same row followed by different capital letters are significantly different in diapause rates of different populations at the same thermoperiod, all by one-way analysis of variance ($P<0.05$). Figures in brackets denote the number of samples.

表 4　相同温期温度下棉铃虫的平均滞育率与栖息地纬度相关性的回归分析

Table 4　Regression analysis of the correlation of latitude of habitat with average diapause rate of *Helicoverpa armigera* at the same thermophase temperature

温期温度(℃) Thermophase temperature	相关系数 Correlation coefficient R	决定系数 Coefficient of determination R^2	F 值 F value	t 值 t value	P 值 *Sig.*	回归方程 Regression equation
20	0.8156	0.6651	43.6992	6.6105	0.000	$y=16.9715x+39.3525$
22	0.8875	0.7876	81.5917	9.0328	0.000	$y=27.7260x-1.7800$
25	0.9239	0.8536	128.2272	11.3237	0.000	$y=26.9565x-10.8750$
28	0.9467	0.8963	190.0628	13.7863	0.000	$y=26.3355x-33.7275$

3　讨论

3.1　温光周期对不同地理种群棉铃虫幼虫发育历期的影响

有关温光周期对不同地理种群棉铃虫幼虫生长发育影响的研究，国内外尚未见相关报道。本研究首次揭示，在光周期 L12: D12 条件下，温周期对棉铃虫幼虫发育历期有显著影响，光期温度是影响棉铃虫幼虫发育的主要因素。在平均温度相同或相近的情况下，幼虫历期随光期温度上升而缩短；棉铃虫幼虫发育历期存在地理变异，幼虫历期与其栖息地纬度呈正相关关系。

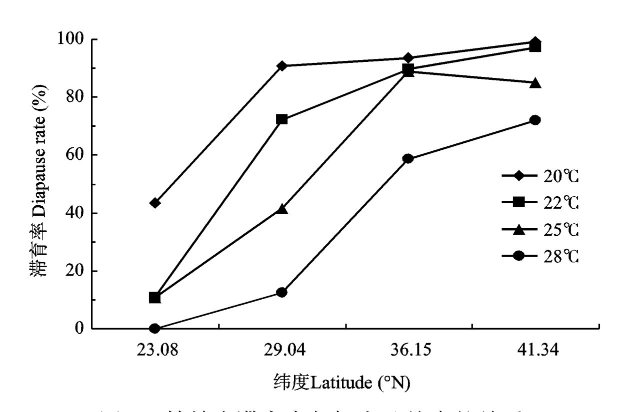


图 3 棉铃虫滞育率与栖息地纬度的关系

Fig. 3 Relationship between latitude of habitat and diapause rate of *Helicoverpa armigera*

图中温度为温期温度，滞育率为低温期 5℃ 和 9℃ 下的平均滞育率。The temperature in the figure is thermophase temperature. Diapause rate is the average value of diapause rate at cryophase temperatures 5 and 9℃.

温周期对昆虫生长发育的影响，受温周期的变幅和温度值变化等实验条件的影响，概括起来可分以下 4 种类型（Beck，1983）：(1)温度变幅在该种昆虫适温区内，即使温周期的平均温度与恒温相等，多数昆虫在温周期下的发育速度较恒温下为快，有的则相似；(2)温期温度高于适温期，无滞育特性昆虫的发育比在相同平均温度的恒温条件下为慢；(3)低温期温度低于该虫发育起点温度时，平均温度相同，温周期下的发育较恒温下为快；(4)长期适生在温度比较恒定的环境中，温周期下的发育速度与恒温下相近或略低。本实验结果符合上述第(1)和(3)类，即温期温度（20～28℃）是在该虫的适温区内，而低温期温度（5，9℃）低于该虫发育起点温度（约 11℃）（李超等，1987；Barteková and Praslička，2006），所以，温周期对棉铃虫幼虫生长有促进作用，在相同或相近的平均温度下，幼虫在温周期下的发育历期显著短于恒温。

昆虫在应对环境变化时形成了其内在的发育策略，广布种昆虫可调节其生活史以适应栖息地的条件变化，如可以通过调节自身的生长发育和繁殖期，使其发生与栖息地的物候（如食料、气温和降雨等）同步（Tauber and Tauber，1981），这对昆虫在栖息地的繁衍具有十分重要的意义。资料表明，在相同温度下，同种昆虫高纬度和低纬度种群发育历期长短因种类不同而异（Tauber and Tauber，1981）。有的昆虫北方种群发育快，而南方种群发育慢，如甘蓝夜蛾 *Mamestra brassica* 在光周期为 L15∶D9 条件下，南方种群的幼虫期明显长于北方种群（Masaki，1968）。而有的昆虫北方种群发育却慢，发育历期长于南方种群。如一化性蟋蟀 *Modicogryllus siamensis* 若虫期明显长于二化性的（Taniguchi and Tomioka，2003）。更多昆虫发育历期虽存在地理变异，但与栖息地纬度无相关性或相关性不明确，如不同种类的果蝇 *Drosophila*（Linde and Sevenster，2006）等。这些研究结果揭示了昆虫的发育历期地理变异的不同模式，也反映了昆虫生活史对策的多样性。本实验首次揭示了来自广泛地理纬度的棉铃虫，在相同的光温周期条件下，幼虫发育历期存在显著地理变异，幼虫历期与其栖息地纬度呈正相关关系。这也反映出高纬度棉铃虫发育历期长，世代数减少。有趣的是高纬度的喀佐种群在恒温 20，22 和 25℃ 下的幼虫历期显著低于中纬度的泰安和永修种群，其中的原因尚未找到合适的解释，值得进一步研究。

3.2 温光周期对不同地理种群棉铃虫滞育诱导的影响

在自然条件（暗期低温，光期高温）下，通常暗期温度对滞育的影响很大，低的暗期温度趋于诱导滞育，而高的暗期温度趋于抑制滞育（Beck，1985；王小平和薛芳森，2006），如欧洲玉米螟 *O. nubilalis*，在光周期 L15∶D9 下，光期采用 31℃，暗期配合 21℃ 时，幼虫滞育率很高（> 90%），与恒温 21℃ 时相当；采用相反的温周期，滞育的比率则很低（15%）（Beck，1982，1985）。西非蛀茎夜蛾 *Sesamia nonagrioides* 在温光周期（L12∶D12）下，低温与暗期相配合，滞育发生很高；而当高温与暗期配合时，滞育的发生比例很低（Fantinou *et al.*，2002）。在环带锦斑蛾 *Pseudopidorus fasciata* 中，L12∶D12 的光周期下，光期配合 31℃ 的高温，暗期配合 15～28℃ 的低温，导致几乎 100% 的滞育，而采用相反的温周期，导致几乎 100% 的发育（华爱等，2004）。这些结果表明暗期温度强烈地影响了滞育发生。但近年的研究表明，在一些昆虫种类中，光期温度对滞育的影响也很大。如在果蝇 *Drosophila triauraria* 中，白天高温（18℃），夜间低温（5℃），降低了滞育的发生，采用相反的温周期则不会降低滞育的发生（Yoshida and Kimura，1994，1999）。在大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* 中，滞育的发生受光期温度的影响，在 L12∶D12 的光周期下，当温期（28 和 30℃）与光期相配合时，滞育的发生很低，但其与暗期配合时，滞育发生很高，表明滞育的发生强烈受到光期温度的影响（Wang *et al.*，

2004）。本实验也得到类似的结果，在光周期 L12∶D12 条件下，光期温度是影响棉铃虫滞育的主要因素，在平均温度相同或相近的情况下，滞育率随着光期温度的升高而下降。

Beck（1983）认为，温周期能调节光周期对昆虫的滞育反应，温周期对昆虫的滞育诱导作用要强于恒温，平均温度对滞育反应没有影响。这一点在以下昆虫中得到证实：西非蛀茎夜蛾 *S. nonagrioides*（Eizaguirre *et al.*，1994；Fantinou *et al.*，2002），西南玉米螟 *Diatraea grandiosella*（Chippendale *et al.*，1976）和欧洲玉米螟 *O. nubilalis*（Beck，1982）。本实验却得到不同的结果，在光周期 L12∶D12 条件下，在平均温度相同或相近的情况下，与恒温相比，温周期诱导的滞育率更低。如，温周期 28T∶9C（平均温度 18.5℃）下各种群的滞育率均比恒温 20℃的低很多，温周期 28T∶20C（平均温度 24℃）下 TA 和 KZ 种群的滞育率均比恒温 25℃的低。这显然是由于 28T∶9C 和 28T∶20C 的光期温度比相对应的恒温 20℃和 25℃要高，从而导致其滞育率下降，这进一步证实滞育诱导主要受光期温度的影响。

本实验还进一步揭示了棉铃虫对温光周期的反应存在明显的地理差异。在滞育诱导的光周期（L12∶D12）下，南方种群（GZ，YX）对光期温度的变化非常敏感，随着光期温度升高滞育率明显下降，而北方种群则对短光照反应比南方种群强烈得多。本文结果进一步证明，在亚热带地区温度已成为决定棉铃虫滞育形成的主导因子（李锦华和李兹新，1986；薛芳森等，2000）。

参 考 文 献（References）

Barteková A, Praslička J, 2006. The effect of ambient temperature on the development of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera* Hübner, 1808). *Plant Protection Science*, 42: 135 - 138.

Beck SD, 1982. Thermoperiodic induction of larval diapause in European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Insect Physiology*, 28: 273 - 277.

Beck SD, 1983. Insect thermoperiodism. *Annual Review of Entomology*, 28: 91 - 108.

Beck SD, 1985. Effects of thermoperiod on photoperiodic determination of larval diapause in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Insect Physiology*, 31: 41 - 46.

Beck SD, 1986. Effects of photoperiod and thermoperiod on growth of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79: 8210 - 8218.

Bradshaw WE, 1980. Thermoperiodism and the thermal environment of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Oecologia*, 46: 13 - 17.

Butler GD, Lopez JD, 1980. *Trichogramma pretiosum*: development in two hosts in relation to constant and fluctuating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 73: 671 - 673.

Chippendale GM, Reddy AS, Catt CL, 1976. Photoperiodic and thermoperiodic interactions in the regulation of the larval diapause of *Diatraea grandiosella*. *Journal of Insect Physiology*, 22: 823 - 828.

Cullen JM, Browning TO, 1978. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of *Heliothis punctigera*. *Journal of Insect Physiology*, 24(8 - 9): 595 - 601.

Eizaguirre MC, López LA, Albajes R, 1994. Thermoperiodism, photoperiodism and sensitive stage in the diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 40: 113 - 119.

Fantinou AA, Chatzoglou CS, Kagkou EA, 2002. Thermoperiodic effects on diapause of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *European Journal of Entomology*, 99: 421 - 425.

Fantinou AA, Chourdas MT, 2006. Thermoperiodic effects on larval growth parameters of the *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Pest Science*, 79: 43 - 49.

Fantinou AA, Perdikis DC, Chatzoglou KS, 2003. Development of immature stages of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) under alternating and constant temperatures. *Environmental Entomology*, 32: 1337 - 1342.

Hagstrum DW, Leach CE, 1973. Role of constant and fluctuating temperatures in determining development time and fecundity of three species of stored-products Coleoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 66: 407 - 410.

Hua A, Xue FS, Li F, Zhu XF, 2004. The role of high temperature in diapause inhibition in larvae of *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). *Acta Entomologica Sinica*, 47(3): 354 - 359. [华爱，薛芳森，李峰，朱杏芬，2004. 高温对环带锦斑蛾幼虫滞育的抑制作用. 昆虫学报，47(3): 354 - 359]

Li C, Li SQ, Guo BF, 1987. Studies on the temperature threshold of cotton bollworm development in varying temperature environments. *Acta Entomologica Sinica*, 30(3): 253 - 258. [李超，李树清，果保芬，1987. 棉铃虫在变温环境中发育起点温度的研究. 昆虫学报，30(3): 253 - 258]

Li C, Xie BY, 1981. Combinational role of photoperiod and temperature on diapause in populations of *Helicoverpa armigera*. *Entomological Knowledge*, 18(2): 58 - 61. [李超，谢宝瑜，1981. 光周期与温度的联合作用对棉铃虫种群滞育的影响. 昆虫知识，18(2): 58 - 61]

Li JH, Li ZX, 1986. Diapause of *Helicoverpa armigera* in Sichuan Province. *Entomological Knowledge*, 23(4): 161 - 164. [李锦华，李兹新，1986. 四川棉铃虫的滞育. 昆虫知识，23(4): 161 - 164]

Liang GM, Tan WJ, Guo YY, 1999. Technical improvement of cotton bollworm in artificial rearing. *Plant Protection*, 25(2): 15 - 17. [梁革梅，谭维嘉，郭予元，1999. 人工饲养棉铃虫技术的改进. 植物保护，25(2): 15 - 17]

Linde KVD, Sevenster JG, 2006. Local adaptation of developmental time

and starvation resistance in eight *Drosophila* species of the Philippines. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 115 – 125.

Liu SS, Zhang GM, Zhu J, 1995. Influence of temperature variations on rate of development in insects: analysis of case studies from entomological literature. *Annals of the Entomological Society of America*, 88: 107 – 119.

Masaki S, 1968. Geographic adaption in the seasonal life cycle of *Mamestra brassice* (Linné) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.*, 14: 16 – 26.

Messenger PS, 1964. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata*. *Journal of Economic Entomology*, 57: 71 – 76.

Rock GC, 1983. Thermoperiodic effects on the regulation of larval diapause in the tufted apple bud moth. *Environmental Entomology*, 12: 1500 – 1503.

Rock GC, 1985. Thermal and thermoperiodic effects on larval and pupal development and survival in tuffed apple bud moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 14: 637 – 640.

Siddiqui WH, Barlow CA, Randolph PA, 1973. Effects of some constant and alternating temperatures on population growth of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). *Canadian Entomologist*, 105: 145 – 156.

Taniguchi N, Tomioka K, 2003. Duration of development and number of nymphal instars are differentially regulated by photoperiod in the cricket *Modicogryllus siamensisi* (Orthoptera: Gryllidae). *European Journal of Entomology*, 100: 275 – 281.

Tauber CA, Tauber MJ, 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 281 – 308.

Wang XP, Xue FS, 2006. Effect of thermoperiod on diapause induction in insects. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 28: 739 – 744. [王小平, 薛芳森, 2006. 昆虫滞育诱导中的温周期效应. 江西农业大学学报, 28: 739 – 744]

Wang XP, Xue FS, Ge F, Zhou CA, You LS, 2004. Effects of themoperiods on diapause induction in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Physiological Entomology*, 29: 419 – 425.

Wu KJ, Gong PY, 1997. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm. *Entomologia Sinica*, 14(3): 277 – 282.

Xue FS, Yin YS, Zhao FX, Chen QW, Tang JG, 2000. Voltinism of *Helicoverpa armigera* in Jiangxi Province. *Acta Agriculturae Universitalis Jiangxiensi*, 22(3): 331 – 333. [薛芳森, 尹益寿, 赵凤霞, 陈前武, 汤建国, 2000. 棉铃虫江西种群化性的研究. 江西农业大学学报, 22(3): 331 – 333]

Yeargan KV, 1980. Effects of temperature on developmental rate of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 73: 339 – 342.

Yoshida MT, Kimura MT, 1994. Some effects of low temperature on the photoperiodic clock in *Drosophila triauraria*. *Physiological Entomology*, 19: 83 – 87.

Yoshida MT, Kimura MT, 1999. Complex effects of thermoperiod and temperature pulse on the photoperiodic clock in *Drosophila triauraria* (Diptera: Drosophilidae). *Applied Entomology and Zoology*, 34: 303 – 308.

(责任编辑: 袁德成)